

УДК 576.835.47 : 575.85

## РОЛЬ ИСХОДНЫХ ЖИЗНЕННЫХ СХЕМ ВИДОВ В ЭВОЛЮЦИИ ПАРАЗИТАРНЫХ СИСТЕМ

Н. А. Тамарина

На примере низших и высших двукрылых показана роль исходного трофического поведения в эволюции паразитизма. Низшие двукрылые с переходом к эксплуатации позвоночных животных сохраняют в поведении типичные черты хищников-энтомофагов. Высшие двукрылые с переходом к муко- и гематофагии сохраняют основные черты поведения сапрофагов.

Понятие жизненной схемы вида как основной единицы сравнения в экологии, и в том числе в паразитологии, было введено Беклемишевым (1942, 1945, 1956) с целью привнесения в экологию сравнительного метода, создание тем самым сравнительной экологии и ее эволюционных основ. Беклемишев понимал под жизненной схемой «совокупности приспособлений вида к совокупностям условий его существования». Жизненная схема есть тот способ, каким каждый вид разрешает основную жизненную задачу — самосохранения и распространения. Основной план или схема разрешения жизненной задачи является ключом к пониманию биологии вида и к сравнительно-экологическому анализу.

Балашов (1981) подчеркнул, что понятие жизненной схемы вида трактуется Беклемишевым шире, чем принятое в экологии понятие жизненной формы. Жизненная форма есть экологический тип отдельной стадии жизненного цикла, тогда как жизненная схема соответствует экологическому типу всего жизненного цикла с последовательной сменой жизненных форм у гетеротропных организмов.

Ставя отдаленную задачу создания эволюционной экологии, Беклемишев видел первый шаг ее в создании сравнительной паразитологии, благодаря наличию в паразитологии обширного материала для сравнительно-экологических построений. Сравнение жизненных схем членистоногих паразитов позвоночных позволило Беклемишеву, с одной стороны, классифицировать жизненные схемы, а с другой — выделить и охарактеризовать типы паразитизма членистоногих. Это дало возможность далее построить сравнительно-паразитологические ряды форм и подойти к проблемам происхождения и эволюции паразитизма членистоногих на позвоночных, а также путем конкретной его реализации в разных таксонах (Беклемишев, 1951, 1954).

Исключительное значение в разработке эволюционно-паразитологической концепции было придание Беклемишевым значимости биологическим предпосылкам перехода к паразитизму исходных свободноживущих форм в пределах конкретных групп членистоногих. Такими предпосылками были названы арена первоначальной встречи популяций свободноживущих форм с популяциями будущих хозяев (пастбище и убежище) и жизненная схема исходной формы. Тип жизненной схемы определяет возможность перехода вида к паразитарному образу жизни и путь становления паразитизма. В жизненной схеме первостепенное значение имеет исходная диета (сапрофагия, зоофагия, фитофагия), исходное строение ротового аппарата и способ питания (грызение, сосание, внекишечное пищеварение).

Рассматривая становление паразитизма членистоногих на наземных позвоночных, Беклемишев неоднократно обращал также внимание на исходный ха-

рактёр поведения членистоногих. Переход к использованию позвоночного хозяина как источника пищи требует перестройки трофического поведения членистоногих, выработки ряда реакций, направленных на разыскание, добывание и принятие новой пищи.

В последние десятилетия как самостоятельная дисциплина оформилась этология. Поведение животных, в том числе его роль в эволюции организмов, стало предметом специального изучения. Доказано, что поведение наследуется, как любые другие признаки. Возникла генетика поведения. Поведенческие признаки, при их фенотипической лабильности, будучи закреплены генетически, могут быть более консервативными, чем морфологические (Schneider, 1977; Rai Karamjit, Hartherg, 1975). Современная систематика не может обойти поведение при решении вопросов таксономии (Гиляров, 1975). Оценка путей эволюции паразитизма членистоногих с учетом трофического поведения исходных и производных форм может оказаться чрезвычайно перспективной и по-новому осветить известные факты.

Значимость трофического поведения, как одной из ключевых позиций исходной жизненной схемы, для эволюции паразито-хозяинных отношений демонстрируют двукрылые, переходящие к эксплуатации позвоночных животных.

Переход к эксплуатации позвоночных животных и становление кровососания наблюдается как среди низших (Orthorrhapha), так и высших (Cyclorrhapha) двукрылых. Пути становления кровососущих двукрылых неоднократно обсуждались. Анализ известных ранее и новых фактов подтверждает точку зрения Беклемишева (1951а, 1951б, 1954): гематофагии низших двукрылых предшествовала энтомофагия, высших — сапрофагия (Тамарина, Ланге, 1980).

Кровососущие низшие двукрылые сохраняют в поведении типичные черты, сложившиеся на уровне хищников-энтомофагов, периодически контактирующих с жертвой. Среди огромного числа кровососущих Orthorrhapha нескольких семейств ни в одном случае не возникает даже тенденции к усилению связи с хозяином. Все они, как и хищники-энтомофаги, остаются олигофагами или полифагами. Унифицированность и консервативность жизненной схемы низших двукрылых базируются на совершенстве гонотрофических отношений, доведенных до гонотрофической гармонии (Тамарина, 1986). Среди высших двукрылых, как указывал Беклемишев, наибольшее разнообразие жизненных схем наблюдается в сем. Muscidae. Эволюция кровососущих мусцид сопряжена с возникновением и эволюцией копытных. Переход мусцид от сапрофагии, в том числе копрофагии, к факультативной и облигатной гематофагии осуществлялся на пастбищах диких копытных.

Переходя к питанию на позвоночном, высшие двукрылые на всех этапах сохраняют основные черты поведения сапрофагов — привязанность к пищевому субстрату и частые приемы пищи. Тенденция к длительному пребыванию на источнике пищи прогрессирует у высших двукрылых с переходом к питанию на животном как неограниченном ее источнике и становится ведущим фактором в эволюции паразитизма. В процессе увеличения тесноты связи с хозяином необходимость смешанной диеты отпадает, и гематофагия становится не только облигатной, но и исключительной. Круг хозяев сужается вплоть до становления монофагии.

Благодаря тому что среди высших двукрылых наблюдается чрезвычайное разнообразие форм паразитизма, от зачаточных до высокоспециализированных, легко строятся сравнительно-паразитологические ряды, которые дают возможность проследить становление паразитизма в этой группе. Среди облигатных гематофагов на первой ступени связи с хозяином стоят мухи це-це (Glossinidae) — свободные кровососы. Среди Muscidae — осенняя жигалка (*Stomoxys calcitrans* L.) ведет образ жизни подстерегающего кровососа и держится вблизи добычи. Коровья жигалка (*Haematobia stimulans* Мп.) нередко после насыщения остается на хозяине в период переваривания крови. Малая коровья жигалка (*Lyperosia irritans* L.) большую часть жизни проводит на хозяине. Завершающим этапом является переход к кругложизненному паразитизму у кровососок (Hippoboscidae) и нектерибий (Nycteribiidae). Таким образом, принципиальное различие — трофическое поведение хищников и сапрофагов как исходных форм — определяет различные направления эволюции паразито-

хозяйинных отношений среди двукрылых. Так развиваются события на пастбище, то же прослеживается в других группах и в убежище. Кровососущие клопы, исходные хищники-энтомофаги, сохраняют кратковременность контакта с хозяином. Тогда как пухоеды и вши, первичной диетой которых была сапрофагия, переходят к постоянному паразитизму.

В свою очередь изменение паразито-хозяйинных отношений видов влечет за собой неизбежность приспособлений возбудителей к новой системе связи их хозяев, т. е. в конечном итоге обуславливает эволюцию связей всех сочленов паразитарной системы. На примере нематод *Spiruridae* прослеживается роль эволюции трофики переносчиков, а именно высших двукрылых, в эволюции жизненной схемы возбудителей (Тамарина, Хромова, 1980).

Рассмотрение жизненных схем переносчиков и нематод с учетом эволюции трофических связей мух с копытными животными и, как следствие этой эволюции, трансформации способов получения и передачи инвазии промежуточным хозяином дефинитивному, позволили выделить три типа паразитных систем (см. рисунок).

При первом типе паразиты локализуются в дефинитивном хозяине в органах, имеющих выход во внешнюю среду. Яйца паразитов выделяются с экскрементами дефинитивного хозяина. Промежуточные хозяева — многочисленные насекомые копрофаги, полифаги, фитофаги, вероятно, другие членистоногие и даже ракообразные. Инвазия промежуточного хозяина всегда происходит пассивно при поедании экскрементов дефинитивного хозяина.

При втором типе промежуточный хозяин всегда муха-гематофаг, факультативный или облигатный, который активно передает инвазию из организма одного хозяина в организм другого. Паразиты в дефинитивном хозяине локализуются в местах контакта их с внешней средой через истекающую кровь и лимфу, а также слезу. Непосредственного выхода яиц во внешнюю среду не происходит. Преимущество облигатной гематофагии промежуточного хозяина используется паразитом (например, *Parafilaria multipapilosa*) как основа для новых адаптаций, повышающих надежность его циркуляции в системе хозяев, что приводит к проникновению паразита в кровяное русло хозяина.

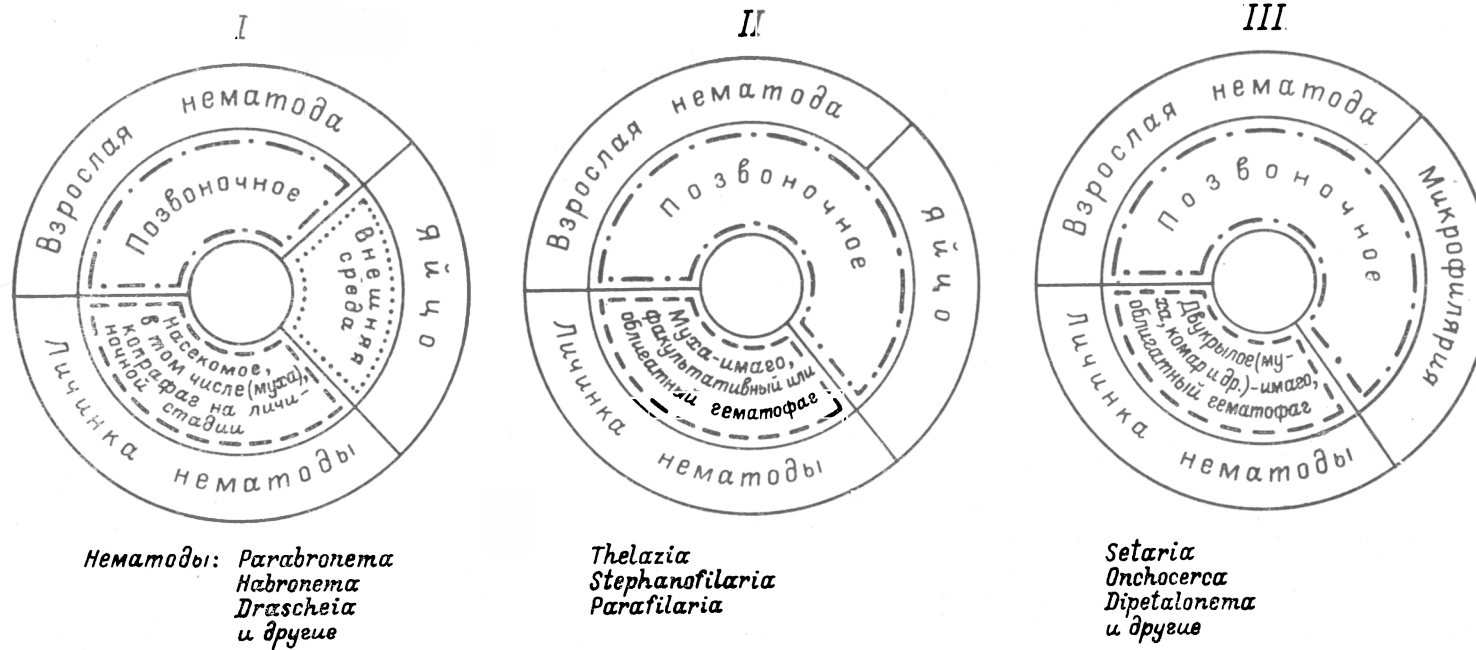
Третий тип. С проникновением в кровь дефинитивного хозяина возникают живородящие *Filariata* с их характерным подвижным началом — микрофилярией, — циркулирующей в крови или лимфе дефинитивного хозяина. Промежуточные хозяева — двукрылые облигатные кровососы, в том числе мухи. Решающим моментом возникновения живородящих *Filariata* явилось наличие в исходной жизненной схеме *Spirurida* тенденции к живорождению — яйцеживорождения.

В качестве дефинитивных хозяев спирурид зарегистрированы амфибии, рептилии, птицы и млекопитающие. По типам паразитарных систем преобладает первый. В большинстве случаев паразитарные системы первого типа в эволюционном плане, по-видимому, тупиковые, так как жизненные схемы их сочленов архаичны и консервативны.

Только паразитарные системы второго типа, включающие мух, с эволюцией трофики последних, от копрофагии к гематофагии, перебрасывают узкий мост оптимального решения от первого архаичного типа паразитарных систем к процветающему, но унифицированному третьему типу. Однако кровососущие мухи, исторически связанные с копытными и имеющие тенденцию к монофагии, не могли полностью обеспечить процветание филляриат.

Попав в кровь, живородящие филляриаты могли быть легко подхвачены другими кровососами и прежде всего многочисленными кровососущими низшими двукрылыми. Жизненные схемы промежуточных хозяев из числа низших двукрылых (*Culicidae*, *Simuliidae*, *Ceratopogonidae*, *Tabanidae*) однотипны. Это свободные, периодически нападающие, облигатные кровососы. Передаваемые ими нематоды отряда *Spirurida* относятся только к *Filariata*. Все эти виды нематод живородящие, имеют однообразную жизненную схему и входят в состав трехчленных паразитарных систем одного типа — третьего. Кровососущие низшие двукрылые с их облигатной гематофагией, пришедшей на смену энтомофагии, не могли обеспечить ароморфоз филляриат, зато, будучи олигофагами и полифагами, вторично включились в процесс и произвели широкую иррадиацию

## Типы паразитарных систем: нематода—копытное—членистоногие



Типы паразитарных систем нематода—копытное—членистоногое.

I — нематода *Parabronema*, *Habronema*, *Drascheia* и др.; II — нематоды *Thelazia*, *Stephanofilaria*, *Parafilaria*; III — нематоды *Setaria*, *Onchocerca*, *Dipetalonema* и др. (Тамарина, Хромова, 1980).

живородящих филляриат среди позвоночных животных. В пределах каждой группы позвоночных животных этот процесс мог быть подхвачен более специфичным кровососом из числа клещей, блох, пухоедов, что могло благоприятствовать специализации филляриат.

Таким образом, исходные типы жизненных схем, их ключевые позиции обуславливают не только эволюцию отдельных паразитарных форм, но и паразитарных систем в целом.

### Л и т е р а т у р а

- Б а л а ш о в Ю. С. Особенности паразитизма членистоногих на наземных позвоночных. — Паразитология, 1981, т. 15, вып. 6, с. 481—491.
- Б е к л е м и ш е в В. Н. О сравнительном изучении жизненных схем кровососущих членистоногих. — Мед. паразитол., 1942, т. 11, № 3, с. 39—44.
- Б е к л е м и ш е в В. Н. О принципах сравнительной паразитологии в применении к кровососущим членистоногим. — Мед. паразитол., 1945, т. 14, № 1, с. 4—11.
- Б е к л е м и ш е в В. Н. Паразитизм членистоногих на наземных позвоночных. I. Пути его возникновения. — Мед. паразитол., 1954, т. 20, № 2, с. 151—160.
- Б е к л е м и ш е в В. Н. Паразитизм членистоногих на наземных позвоночных. II. Основные направления его развития. — Мед. паразитол., 1954, т. 29, № 1, с. 3—20.
- Б е к л е м и ш е в В. Н. Возбудители болезней как члены биоценозов. — Зоол. журн., 1956, т. 35, вып. 2, с. 1765—1779.
- Г и л я р о в М. С. Экология и этология — систематике насекомых. — Природа, 1975, № 1, с. 13—22.
- Т а м а р и н а Н. А. Пути становления гонотрофических отношений у кровососущих двукрылых. — Паразитология, 1986, т. 21, вып. 2, с. 89—96.
- Т а м а р и н а Н. А., Л а н г е А. Б. Развитие идей В. Н. Беклемишева в области сравнительной паразитологии. — Мед. паразитол., 1982, т. 51, № 1, с. 3—9.
- Т а м а р и н а Н. А., Х р о м о в а Л. А. Роль эволюции трофики переносчика в эволюции возбудителя (на примере членистоногих и нематод отряда Spirurida). — Зоол. журн., 1980, т. 59, вып. 1, с. 5—16.
- R a i K a r a m j i t S., H a r t h e r g W. K. Aedes. Handbook Genet. Vol. 3. N. Y., London, 1975, p. 341—345.
- S c h n e i d e r N. Reflexions sur l'évolution des Psocopteres domiciles. — Entomologiste, 1977, vol. 33, N 6, p. 221—228.

МГУ

Поступила 12.06.1986

---

### ROLE OF VITAL INITIAL SCHEMES OF SPECIES IN THE EVOLUTION OF PARASITIC SYSTEMS

N. A. Tamarina

#### S U M M A R Y

Vital schemes (according to Beklemishev, 1942, 1945, 1956) of initial forms determine the possibility of their transition to parasitic mode of life and the way of formation of parasitism. On the example of lower and higher Diptera the role of initial trophic behaviour in the evolution of parasitism is shown. When passing to exploitation of vertebrate animals lower Diptera preserve in their behaviour typical traits of predators-entomophags. When passing to mucus and haematophagy higher Diptera preserve the main behavioristic features of saprophags that results in an increasingly close relations with the host. Changes in the host-parasite relationships involve the necessity of agents' adaptations to a new system of relations of their hosts. On the example of nematodes of the order Spirurida there was traced the role of the evolution of trophic behaviour of vectors, namely higher Diptera, in the evolution of the vital scheme of agents.

---